# L'Alternance des Essences (suite)

par R. SCHAEFFER et R. MOREAU

On a vu précédemment (1) que certains forestiers affirmaient l'existence de phénomènes défavorables pour les semis, résultant de l'action réciproque de certains arbres, cette influence pouvant se manifester soit directement par des excrétions, soit indirectement en modifiant l'humus du sol. Cette opinion n'était pas partagée par la totalité des auteurs et le but de cet article était de faire le point de la question. Nous indiquerons maintenant l'opinion des botanistes et des agriculteurs.

On pourrait écrire un gros volume en ne mentionnant que les curiosités constatées jusqu'ici dans ce domaine. Voici, sommairement tirés de GRUMMER (1), quelques sujets de méditation :

ACTION RÉCIPROQUE DES PLANTES SUPÉRIEURES.

Le voisinage de la Moutarde (*Sinapis alba*) est fâcheux pour la Belladone ; la Menthe poivrée affaiblit la plupart de ses voisins (constaté avec *Inula helenium*, *Digitalis lanata*, *Althaea officinalis*, *Rubia tinctoria*). Une culture de Mélisse paralyse la végétation de la Sauge officinale qui la touche. Le voisinage d'Oignons et d'Ails entrave aussi bien la croissance des microorganismes que la germination des plantes supérieures (observation confirmée par E. LACHAUSSEE). La proximité des semences de *Brassica nigra* réduit la germination du Blé.

Le Fenouil, cultivé à proximité de l'Absinthe, est paralysé dans sa croissance, au point que l'effet est encore sensible à un mètre de distance. On constate que les extrémités des pousses sont tuées et que la structure de la feuille est complètement modifiée.

L'eau qui a imbibé les feuilles de l'*Encelia farinosa*, arrête la croissance de la Tomate et de nombreuses autres plantes. Le principe actif, responsable de cet effet, serait la choline, qui du reste serait rapidement neutralisée dans les sols riches en colloïdes (par adsorption) ou en microorganismes (par inactivation).

Par ailleurs, la toxicité du Noyer est bien connue : elle est particulièrement nette sur la Luzerne, la Tomate et la Pomme de terre ; les peuple-

(1) Bulletin de mars 1958.

ments fermés de Noyer d'Asie Mineure renferment une flore spécialement pauvre.

Le *Rhus toxicodendron* tue les arbres qui lui servent de support. Des Tilleuls, des Erables, des Hêtres, placés à l'état isolé dans une prairie, favorisent la pousse de l'herbe, alors que les Bouleaux, les Peupliers et les Saules la gênent. Inutile de faire remarquer que, sous l'effet des facteurs écologiques « classiques », comme la lumière, on devrait constater l'effet inverse. De même, le sous-étage des peuplements denses de *Robinia pseudoacacia* est à peu près nul, malgré le faible couvert de cette essence : des extraits aqueux de bois, d'écorce et de racines se sont montrés toxiques pour de nombreuses plantes.

Des extraits de différents organes d'Erable champêtre stoppent presque radicalement la germination de graines de *Caragana*.

Les agents actifs, dans tous ces phénomènes, sont souvent des substances appartenant au groupe des tanins qui se révèlent comme très toxiques pour les plantes supérieures. Citons l'acide gallique, l'acide quinotannique du quinquina, l'acide cafétannique du café, l'acide protocatéchique.

Les lactones non saturées, du type coumarine, acide parasorbinique, daphnétine, etc... sont connues comme antigerminateurs. Ces substances se rencontrent chez les végétaux supérieurs. Daphné, Marronnier, Sorbier, Flouve odorante, akènes de Laitue, ou sont fabriquées par des microorganismes (*Aspergillus, Penicillium*). La coumarine est un inhibiteur des enzymes protéolytiques et des hydrolases. Son action est dix à vingt fois plus forte sur la carotte que sur les autres plantes. Ces lactones sont responsables de différents phénomènes : les fruits du genre *Galium*, par exemple, arrêtent la germination des autres semences mises à germer avec eux. D'autre part, la présence du Mélilot est incompatible avec celle du Pois.

De nombreux autres agents inhibiteurs sont encore inconnus. Leurs effets sont pourtant nets. Ainsi on constate que la croissance du blé est freinée par l'apport d'eau suintant d'une terre où l'on a enfoui de la paille d'orge ; un extrait de foin de diverses Graminées influe sur la germination de nombreuses semences (luzerne, pavot, cresson, blé, avoine).

Rappelons que l'association à *Brachypodium pinnatum* des friches calcaires du Nord et de l'Est de la France renferme de nombreuses plantes toxiques pour le blé, le lin, le radis, la vesce (par exemple : l'Epervière, l'Achillée millefeuilles, l'*Asperula cynanchyca*) (2).

### Fatigue les sols.

Pour clore ce chapitre, énumérons rapidement les plantes pour lesquelles la fatigue du sol présente en agriculture une importance économique.

Il ne viendrait à l'idée d'aucun arboriculteur de planter un pêcher derrière un pêcher, un cerisier après un cerisier. Il sait de plus que l'eau de drainage d'une pelouse est mauvaise pour les pommiers. Enfin, si l'on veut réussir un poirier après un poirier, il ne suffit pas d'apporter du fumier, il faut aussi changer la terre.

La nécessité d'un assolement est trop connue pour qu'on y insiste, et cela quelle que soit la dose d'engrais incorporée au sol.

DE CANDOLLE, en 1834, écrivait déjà : « Un pêcher gâte le sol pour lui-même à ce point que si, sans changer la terre, on replante un pêcher dans un terrain où il en a déjà vécu un autre auparavant, le second languit et meurt, tandis que tout autre arbre peut y vivre ». Il citait aussi des expériences antérieures : « Des haricots languissent et meurent dans de l'eau qui renferme la matière préalablement exsudée par les racines d'autres individus de la même espèce, tandis que des plants de blé prospèrent dans cette même eau chargée des excréments d'une légumineuse ».

Ces travaux tombés dans l'oubli furent repris en 1907 par DUMONT et DUPONT : ceux-ci montrèrent que les légumineuses donnent des rendements bien moindres sur une terre de luzerne que sur une terre de vigne. POUGET et CHOUCHAK firent la même année des extraits de sol de luzernière épuisée et ces solutions affaiblissaient le développement de la luzerne sur terre vierge.

En 1920, CHEMIN, professeur à Caen, mettait en évidence la mauvaise germination d'une avoine succédant très rapidement à un blé et la production dérisoire d'un blé semé dans les mêmes conditions ; le chauffage à 75° de la terre en question lui rendait la majeure partie de sa fertilité. L'auteur faisait sienne les conclusions de DE CANDOLLE : « Les excrétions de certaines espèces sont nuisibles à leur propre famille et favorables à d'autres familles. » Il y ajoutait des constatations du même ordre faites sur des plantes du genre *Lathraea* qui activent la végétation des Graminées voisines (3).

Le lin lui aussi souffre de la répétition de sa culture sur une même surface : il y est attaqué par un champignon, le *Fusarium lini*, parasite primaire ou parasite de faiblesse. Mais si auparavant on a cultivé du trèfle dont les racines hébergent dans leur rhizosphère des bactéries antagonistes du *Fusarium*, l'attaque est fortement réduite.

Il en est de même de la pourriture des racines du cotonnier qui est arrêtée tant que l'on cultive aussi du millet. Les sécrétions des racines du genre *Sorgum*, doivent amener un enrichissement en microorganismes qui sont antagonistes de la pourriture des racines.

On voit par là combien est générale la production de ces substances encore mal connues et à quel point leur connaissance serait utile.

A haute dose, la sécrétion peut agir directement sur la plante ; mais comme les quantités libérées sont en général infimes, il est fort probable que la toxicité se manifeste plutôt sur les microorganismes du sol.

L'exemple du lin, enfin, nous montre le rôle des microorganismes et de leurs interactions pour la vie et l'état sanitaire des plantes.

IMPORTANCE DES MICROORGANISMES DU SOL.

Dans les lignes qui vont suivre, nous n'insisterons pas sur les cycles du carbone et de l'azote supposés connus. Nous voudrions seulement appuyer sur le mécanisme de la destruction de la litière, de la fixation de l'azote atmosphérique et de la nutrition minérale des plantes.

Considérons une forêt. On sait trop qu'elle ne reçoit rien et que le sol s'appauvrit à chaque exploitation. Si le sous-sol renferme une réserve importante de sels minéraux, certains principes indispensables, par contre, ne sont jamais restitués : ce sont l'humus et l'azote, que, par ailleurs, le fumier de ferme apporte en abondance dans les champs.

*Formation de l'humus :*

La source forestière d'humus n'est constituée que par les feuilles et les brindilles qui tombent chaque année et doivent subir de profondes transformations avant de parvenir à l'état de matières humiques. C'est là l'œuvre d'un grand nombre de microrganismes : Bactéries, Actinomycètes [1] et Champignons. Ces germes appartiennent à des groupes physiologiques très divers : certains s'attaquent à la cellulose, aux hémicelluloses, aux pectines, à l'amidon ; d'autres aux substances protéiques ou aux graisses. Dans les sols de forêt, les Champignons supérieurs ou inférieurs ont une importance toute particulière et se chargent d'une grande partie de ces transformations. Ainsi on ne trouve que peu ou pas de bactéries cellulolytiques, mais toujours les Champignons abondent et y sont les agents essentiels de la cellulolyse. De même, l'attaque de la lignine est leur fait.

D'une façon générale, notons la grande importance des Champignons (*Pullularia*, *Aspergillus*, *Penicillium*, Basidiomycètes supérieurs, etc...) et des Actinomycètes dans les processus d'humification.

Lorsque les conditions d'humidité, de température, d'aération et d'acidité du sol sont favorables, l'humus est décomposé, assez lentement d'ailleurs ; l'azote libéré sous forme d'ammoniaque est rapidement oxydé par les germes de la nitrification. Le dégagement de $CO_2$ et l'accumulation des nitrates dans le sol témoignent de ces faits.

Par contre, si le sol est acide, comme c'est le cas dans la plupart de nos forêts, la nitrification est nulle et le dégagement d'$NH_3$ est très important.

(1) Groupe intermédiaire entre les Bactéries et les Champignons.

Cet ammoniac est alors probablement récupéré en grande partie par les Champignons qui l'utilisent et sont susceptibles de le transmettre aux végétaux.

Nous savons en effet qu'il existe de nombreuses associations à bénéfices réciproques entre des Champignons et les racines des plantes. Cette symbiose est tout spécialement nécessaire aux arbres : MELIN a montré que les racines d'arbres non mycorhiziques ne peuvent pas extraire d'azote en suffisance, surtout dans les sols acides, riches en humus, pauvres en azote minéral (4). STONES, par exemple, a prouvé que le *Boletus luteus*, champignon mycorhizique de certains Pins, favorise leur nutrition azotée. Cette participation à la nutrition azotée des arbres constitue pour nous l'un des aspects les plus importants de cette symbiose.

*Fixation de l'azote :*

Cependant, pour sa croissance, la forêt doit recevoir une notable quantité d'azote, en dehors de celui provenant de l'humus. En effet, si elle ne trouvait sa nourriture azotée que dans ces restitutions ou dans les seules eaux météoriques (ammoniaque des eaux de pluie, nitrites des eaux d'orage), la carence en cet élément serait grande. Comme les arbres continuent à pousser, il faut bien qu'ils aient une source d'azote supplémentaire : ce sont les microorganismes fixateurs qui la représentent.

Certains d'entre eux ne vivent qu'en présence d'oxygène — ils sont aérobies — et ne peuvent tolérer au maximum qu'une faible acidité, ce sont les *Azotobacter*. D'autres s'accommodent de faibles tensions d'oxygène et même de l'anaérobiose complète, comme de pH nettement acides. Ce sont les *Clostridium*, dont l'espèce la plus importante est le *C. pastorianum* découvert par WINOGRADSKY. Par contre, tous présentent la particularité de ne fixer l'azote qu'en présence de matières organiques ternaires (les sucres, par exemple), qui constituent pour eux une source d'énergie indispensable.

Dans les sols forestiers qui nous intéressent, les *Azotobacter*, très sensibles à l'acidité, sont généralement absents, alors que les *Clostridium* abondent. DOMMERGUES note d'ailleurs que « la numération des *Clostridium* revêt une grande importance dans l'étude de certains sols forestiers où la fixation de l'azote se fait presque exclusivement par l'intermédiaire de ces microorganismes » (5). C'est ce que nous avons constaté au cours de diverses analyses. Une remarque intéressante doit être mentionnée cependant : Mme MALISZEWSKA a pu isoler une souche d'*Azotobacter* à pouvoir fixateur élevé, en forêt de Bialowieza. Fait curieux, elle n'a trouvé ce germe qu'au voisinage de Poiriers sauvages et en aucun autre point de la forêt.

Quelle est l'importance exacte de ces germes ? On sait que les quantités d'azote fixées sont assez faibles en regard de l'énergie mise en jeu, représentée par les différents glucides utilisés au laboratoire. Toutefois, on connaît des associations très actives de Champignons cellulolytiques avec des

*Clostridium* et l'importance de ces derniers pourrait apparaître singulièrement.

On sait enfin que les Légumineuses, grâce à leurs Bactéries symbiotiques, fixent de notables quantités d'azote. Certaines autres plantes possèdent aussi des nodules qui abritent des Bactéries ou des Algues fixatrices (Aulnes, *Myrica*). Mais les fixateurs symbiotiques semblent être d'une importance très relative pour nos sols de forêts.

*Nutrition minérale :*

Nombreux sont les germes enfin qui mobilisent diverses substances minérales du sol souvent insolubles. Différents cycles ont été décrits : cycles du soufre, du fer, du phosphore, etc... Les microorganismes du sol ont donc un rôle essentiel quant à la nutrition minérale des plantes.

Prenons l'exemple du phosphore et du potassium. LASZLO a montré que certains germes du sol mobilisent le phosphore présent dans certaines substances minérales insolubles dans l'eau (apatite, par exemple), ceci au moyen d'acides organiques ou grâce à leur équipement enzymatique. Il en résulte, bien entendu, un effet très marqué sur les plantes (6). En ce qui concerne les arbres, nous retrouvons ici un autre effet favorable de la symbiose mycorhizique. Les sujets mycorhiziques contiennent beaucoup plus de phosphore et de potassium que d'autres arbres de la même espèce, mais non infectés. D'ailleurs, grâce à la technique très moderne des isotopes radioactifs, on a pu montrer la réalité du transfert du phosphore et de l'azote dans les racines de Pin, par l'intermédiaire d'un Champignon associé (MELIN). Notons que, comme les Bactéries, les Champignons mycorhiziques peuvent utiliser des sources minérales insolubles dans l'eau.

*La rhizosphère :*

Les plantes exercent un effet marqué sur les microorganismes du sol. A proximité du chevelu radicellaire, elles créent un milieu favorable pour certains germes. Ce milieu constitue la rhizosphère, que l'on peut définir comme l'espace influencé par les racines d'une plante.

Comment se manifeste l'effet rhizosphère ? L'examen d'une lame de verre enfouie près d'une plante et déterrée après un mois, montre autour des racines une grande quantité de microorganismes dont la densité va en diminuant à mesure que l'on s'éloigne d'elles. Le nombre de germes présents dans la rhizosphère peut être de 50 à 100 fois plus élevé que dans la terre située loin des racines.

L'étude de la rhizosphère du Sapin pectiné (*Abies alba*) va nous le prouver. Nous résumons dans le tableau ci-contre quelques résultats que nous venons d'obtenir au laboratoire :

| Terres étudiées : forêt d'Adam-les-Vercel (Doubs) parcelle n° 8 | Nombre de microorganismes (en millions par gramme de terre sèche) | | | Champignons (en milliers par gramme de terre sèche) | Germes antibiotiques |
|---|---|---|---|---|---|
| | Bactéries | Spores de Bactéries | Actinomycètes | | |
| Rhizosphère de jeunes sapins | 331 | 4.1 | 50 | 300 | ++++ |
| Rhizosphère de jeunes sapins prélevés sur souches .... | 96 | 0.3 | 4 | 5 | + |
| Terre de la Sapinière ..... | 8.7 | 2.5 | 5.1 | 65 | ++ |

— Germes antibiotiques :

++++ plus de 10 millions par gramme de terre sèche
++ plus de 2 millions
+ environ 1 million.

L'aspect qualitatif n'est pas moins important que les phénomènes quantitatifs que nous venons d'évoquer : en effet, on assiste généralement à une stimulation préférentielle de certains groupes de Bactéries.

LOCHHEAD et THEXTON, en 1947, ont classé les Bactéries du sol d'après leurs caractères de culture, testés sur trois milieux principaux :

a) milieu avec sels minéraux et sucre ;

b) comme (a) plus acides aminés ;

c) comme (b) plus facteurs de croissance (vitamines, etc...).

Dans l'exemple considéré, ces trois classes sont toutes plus abondantes dans la rhizosphère que dans le sol témoin, mais la classe (b) semble stimulée de préférence aux autres. En effet, pour un nombre total de germes 14 fois plus élevé dans la rhizosphère que dans le sol témoin, le nombre de microorganismes du groupe (b) est 50 fois plus grand, celui du groupe (a) 25 fois, et celui du groupe (c) 10 fois seulement.

Les auteurs ont montré que ces différences pouvaient être ramenées à deux causes principales.

La première serait une sécrétion d'acides aminés par les racines, créant des conditions très favorables pour les microorganismes des groupes (b) et (c) dont les besoins sont nombreux. Nous savons en effet que les racines des

plantes supérieures libèrent des substances très diverses : vitamines, facteurs de croissance, acides aminés, sucres, etc.... dans le sol, au niveau des racines. SAMCEVICH a indiqué que la sécrétion ininterrompue de substances organiques solubles dans l'eau, par les racines de Chêne, augmente considérablement l'activité des microorganismes du sol (effet rhizosphère) et qu'il en résulterait une meilleure alimentation minérale des arbres.

La deuxième cause des différences constatées par LOCHHEAD et THEXTON dans la stimulation des groupes étudiés, réside dans une sécrétion par les Bactéries de la classe (a), peu exigeantes, donc à pouvoir de synthèse élevé, de substances ayant un effet différent sur les Bactéries des groupes (b) et (c). Ces auteurs ont montré que les filtrats de cultures de germes du groupe (a) :

— sont toxiques pour de nombreuses Bactéries du groupe (c), mais ne le sont pas pour celles du groupe (b) ;

— stimulent la croissance d'un certain nombre de germes du groupe (b), mais n'ont aucune action favorisante sur ceux du groupe (c).

Le résultat de ce chassé-croisé d'antibiose et de stimulations mutuelles, est un accroissement très net du nombre de germes du groupe (b) (cf. 7).

Nos recherches concernant la rhizosphère du Sapin n'ont pas encore été poussées aussi loin, mais notre tableau montre déjà quelle y est l'importance des germes fortement antibiotiques. Il est probable que, dans leurs grandes lignes, les faits constatés seront très voisins.

Donc, autour des racines de chaque plante, se développe une microflore spécifique qui aura des effets certains tant sur le développement que sur l'état de santé de la plante.

On voit maintenant que la formation de l'humus, dont le rôle est capital dans la vie de la forêt, la nutrition azotée et même l'assimilation des matières minérales, sont influencées par la microflore des sols. Les différents germes la composant se trouvent dans un équilibre instable résultant de l'aide qu'ils reçoivent des végétaux vivants ou qu'ils se fournissent mutuellement, mais aussi de la lutte acharnée qu'ils se livrent parfois à coups d'antibiotiques. Ces substances encore bien mal connues et rarement isolées, sont capables d'agir non seulement sur des organismes inférieurs, mais même sur des végétaux supérieurs dans une phase de leur existence aussi délicate que la germination.

Nous avons essayé de montrer quelle est la complexité des phénomènes vitaux dans le sol : l'homme les observe par une toute petite fente. Nous dirons la prochaine fois ce qu'ont déjà vu les chercheurs dont la main tente de repousser le volet qui nous cache encore ce monde merveilleux.

(A suivre)

## BIBLIOGRAPHIE

1 — GRUMMER G. (1955). — Die gegenseitige beeinflussung höherer pflanzen. Allelopathie. 1 Vol., 162 p.

2. — GUYOT L. (1951). — Les excrétions racinaires toxiques chez les végétaux. *Bull. tech. d'Inf. des Ing. des Serv. Agric.*, 59.

3 — CHEMIN E. (1921). — Intoxication du sol par les plantes. *Congr. Assoc. Fr. pour l'Avanc. des Sci.*, Strasbourg. juillet 1920. pp. 202-208.

4 — MELIN E. (1925). — Untersuchungen über die bedeutung der Baummykorrhiza. Iena.

5 — DOMMERGUES Y. (1952). — L'analyse microbiologique des sols tropicaux acides. *Mém. de l'Inst. Scient. de Madagascar*, Série D, T. IV, fasc. 2, pp. 169-181.

6 — LASZLO G. (1957). La mobilisation des phosphates par certaines espèces de microorganismes. *Symp. sur les Méth. d'Et. Microb. du Sol, Louvain*, V. 67, 19 p.

7 — MOREAU R. (1957). — Relations entre les plantes supérieures et l'équilibre microbien dans les sols. *Bull. Assoc. Dipl. Microb. Fac. Pharm. Nancy*, 67, pp. 3-14.